ADANSONIA, ser. 2, **15** (1) : 139-146, 1975

POSITION SYSTÉMATIQUE, ÉTUDE MORPHOLOGIQUE ET PALYNOLOGIQUE DU GENRE *BERENICE*

par F. BADRÉ & Th. CADET (Systématique, écologie),
G. CUSSET (morphologie), M. HIDEUX (palynologie)

RÉSUMÉ : L'étude morphologique et palynologique du genre monotypique *Berenice*, endémique de l'île de la Réunion, confirme la place de ce genre dans la famille des *Campanulaceæ* plutôt que dans celle des *Saxifragaceæ*. L'espèce *Berenice arguta* n'est pas éteinte comme le prouvent plusieurs récoltes.

SUMMARY : On grounds of morphology and palynology, it is shown that the monotypic genus *Berenice*, endemic of the Réunion Island, must be referred to *Campanulaceæ* rather than *Saxifragaceæ*. It is pointed out that the species *Berenice arguta* is still alive. All new collections are cited.

Le genre monotypique *Berenice* a été décrit par TULASNE (1857) qui l'a placé dans la famille des *Saxifragaceæ*, trib. *Escallonieæ* DC. Cette conception a été partagée avec de légères modifications par la plupart des auteurs : BENTHAM & HOOKER (1883), trib. *Escallonieæ*; ENGLER (1891), « Ord. » *Escallonioideæ* puis (1930), subfam. *Escallonioideæ*, trib. *Argophylleæ* Engl., suivis par de nombreux auteurs de traités.

ERDTMAN & METCALFE (1967), après l'étude du pollen, l'examen de la structure de la tige et de la feuille de *Berenice arguta*, ont indiqué les affinités de cette espèce avec la famille des *Campanulaceæ*. HUTCHINSON (1967) partage cette opinion et exclut le genre *Berenice* de la famille des *Saxifragaceæ*.

Berenice arguta Tul.

MORPHOLOGIE

Arbrisseau sarmenteux, faiblement rameux, à latex blanchâtre, haut de 1-1,50 m; jeune rameau couvert de poils dressés, unicellulaires. Tige glabrescente; phyllotaxie alterne sur 2 hélices foliaires dextrogyres; feuilles sans stipules; pétiole grêle, couvert de poils dressés, devenant glabre chez les feuilles les plus âgées, 1,5-3 × 0,1 cm; limbe papyracé, couvert de poils sur les 2 faces à l'état jeune, faiblement pubescent à quasiment glabre chez les feuilles âgées (nervures et nervilles exceptées), elliptique-lancéolé, avec un acumen atténué au sommet, décurrent et ± dissymétrique

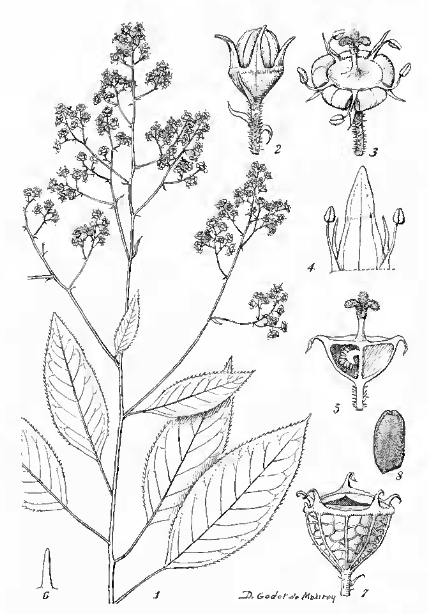
à la base, 7-10 × 3-3,5 cm; marge dentée; dents sinuées-acrodesmes, apiculées, longues de 1,5 mm et au nombre de 9 par cm; 10-12 paires de nervures secondaires, camptodromes, sans relief; pas de nervures intercalaires; nervation secondaire à nervures courbes, festonnées dans le 1/3 secondaire; réseau tertiaire à mailles lâches; nervilles translucides.

Inflorescence racémeuse, composée de nombreuses inflorescences partielles. Chaque inflorescence partielle élémentaire est une « grappe » à fleur terminale unique surmontant 2-4 bractéoles dont le produit axillaire, probablement floral, nous a semblé resté inhibé après l'émission de 1-2 pièces foliacées. Les inflorescences partielles élémentaires se groupent en 2-4 grappes de deuxième ordre, latérales, à entre nœud de base très développé et axillées par des pièces étroitement linéaires. Elles se réunissent en grappes de troisième ordre, axillées par des bractées à pétiole net, ayant la silhouette des feuilles végétatives. Dans la zone terminale de l'inflorescence, on rencontre, axillées par des bractées deltoïdes sessiles, 1 à 4 grappes de troisième ordre, puis 2-4 grappes simples constituées comme les inflorescences élémenaires. La floraison est ascendante mais presque simultanée.

Cinq sépales glabres, vert violacé, de 2-2,5 sur 1-1,5 mm, insérés sur un hypanthium hémi-ellipsoïdal (2-2,5 × 2,5-3 mm), triangulaires, arrondis au 1/4 inférieur, à sommet obtus, à 1 nervure principale se prolongeant dans l'hypanthium et portant 4-5 paires de nervures latérales en arceaux. Alternant avec les sépales, 5 pétales blancs (à extrémité rose-violacé dans le bouton), soudés entre eux dans leur 1/6 inférieur en formant des sinus étroits mais arrondis, réfléchis très fortement à l'anthèse, ovales-triangulaires, de 3,5-4,5 sur 2-2,5 mm, à 3 nervures principales sensiblement parallèles; la médiane se continue dans l'hypanthium, chaque latérale rejoignant un cordon vasculaire circulaire tout autour de la corolle au niveau des sinus interpétalaires. Cinq étamines oppositisépales, à anthères blanches, dorsifixes, obcordées, de 0,5-0,75 sur 0,4-0,7 mm, à déhiscence longitudinale introrse; filets linéaires, un peu élargis à leur extrême base, d'environ 2 × 0,2 mm. Chaque filet staminal contient 1 nervure unique qui se termine aveuglément dans le toit de l'ovaire mais se raccorde latéralement à tout un ensemble vasculaire hypanthial.

Disque vert sombre, continu, un peu échancré en face des étamines, en tore asymétrique, plus développé du côté externe, non vascularisé, ne paraissant pas glanduleux, Il est entièrement compris entre le cordon circulaire vasculaire de la corolle et un cordon circulaire hypanthial qui lui est parallèle. Ovaire infère, à 3 loges séparées par des cloisons minces, adné à un hypanthium à 10 nervures principales longitudinales (se prolongeant dans les sépales et les pétales) devenant bien visibles après l'anthèse. Ces nervures sont réunies par de nombreux arceaux secondaires et une nervation tertiaire libre. Trois placentas volumineux, peltés, pendants, paraissent insérés dans l'angle interne supérieur de chaque loge, en réalité seulement subapicaux et laissent au-dessus de leur insertion une colonne non vascularisée, mais rattachée au toit de l'ovaire dès le bouton; colonne

1. Nous tenons à remercier vivement Monsieur J. Mouton qui a bien voulu se charger de la description des feuilles.



Pl. 1. — **Berenice arguta** Tul. ; **1**, inflorescence × 2/3; **2**, bouton floral × 6; **3**, fleur × 6; **4**, pétale × 8; **5**, coupe longitudinale de l'ovaire × 6; **6**, poil env. × 60; **7**, fruit × 6; **8**, graine × 20.

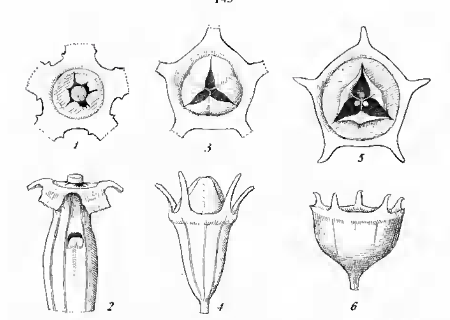
formée de petites cellules isodiamétriques se distinguant bien de la partie sous-jacente, celle-ci à cellules allongées et parcourue par 3 cordons vasculaires qui se ramifient abondamment dans les placentas pour innerver les ovules, et qui, à leur base, ont une nette récurrence vers le haut, dans l'hypanthium, avant d'atteindre le pédicelle. Ovules nombreux, oblongs, à funicules courts et épais et à base asymétrique. Style simple, cylindrique, aussi long que le reste de la fleur, fortement exsert, parcouru par 3 faisceaux provenant du toit de l'ovaire et sans connexion avec la vascularisation de la colonne placentaire; 3 stigmates longuement obovales, à surface interne couvertes de papilles très développées.

Capsule surmontée par les restes du calice et le disque rétracté formant un bourrelet, de 4,5-5 mm de diamètre sur 3-3,5 mm de hauteur, campanulée, tronquée à sa face supérieure où peuvent subsister des restes du style, nettement pentagonale et brusquement élargie dans sa région tout à fait distale, hémisphérique en-dessous et contracté au niveau du pédicelle fructifère. Dix nervures longitudinales très nettes convergent vers le pédicelle et sont reliées par une réticulation lâche d'arceaux vasculaires. La déhiscence se faisant par 3 valves transverses, confluant au centre de la face supérieure plate, chacune au niveau d'une des loges, est donc loculicide; les parois latérales ne s'ouvrent pas.

Graines 6 à 12, 0,8-0,9 × 0,5-0,6 mm, ovoïdes-oblongues, un peu aplaties, à base oblique au niveau du funicule, à testa coriace brun clair, réticulée de dépressions rectangulaires (2 × 1) sur les faces et circulaires, un peu plus grandes, sur le bord. Albumen assez abondant. Embryon dicotylé, droit.

Cette structure morphologique ne saurait conduire à laisser le genre *Berenice* dans les *Saxifragaceæ*. En effet, dans cette famille, on ne pourrait le rapprocher que des genres *Forgesia* et *Argophyllum*, tous deux de la sous-famille des *Escallionoideæ*. Du premier, il se distingue nettement par l'ovaire vraiment infère (et non semi-infère), la capsule loculicide (et non septicide), la présence de 3 styles et de 3 placentas peltés (et non 2 styles et 2 placentas bilobés). Du second, il diffère essentiellement par les pétales non « ligulés » et par la structure du disque en tore (et non en 5 lames). Par contre, dans les *Campanulaceæ*, 3 genres, *Githopsis*, *Wahlenbergia* et *Lightfootia* présentent une morphologie analogue à celle de *Berenice* mais non sans quelques points de divergences en ce qui concerne le fruit. Ainsi on peut les distinguer facilement à la structure de leur capsule.

Dans les *Githopsis*, les cloisons de l'ovaire ont généralement disparu à maturité, laissant une colonne placentale libre au centre de la capsule. La déhiscence se fait par un système de fentes radiaires, confluentes en un cercle de déhiscence qui entoure le style et provoque sa chute, et par des pores, semblant non fonctionnels sur les parois latérales. Les genres *Wahlenbergia* et *Lightfootia* ont une déhiscence très régulière par valves apicales dues à des fentes loculicides. Quand ces valves s'ouvrent, la colonne placentaire se fissure longitudinalement et les filaments qui en résultent s'écartent en restant adhérents aux cloisons interloculaires adnées aux valves.



Pl. 2. — Déhiscence des fruits chez 1, 2 : **Githopsis specularioides** Nutt.; 3, 4 : **Walhenbergia androsacea** DC.; 5, 6 : **Berenice arguta** Tul. 1, 3, 5 : vue polaire; 2, 4, 6 : vue latérale.

Dans le genre *Berenice*, la déhiscence est d'un type très comparable: des valves apicales sont découpées par des fentes loculicides. Cependant la colonne placentaire ne se fissure pas longitudinalement, mais se casse transversalement un peu en dessus du niveau d'insertion des placentas; les cloisons interloculaires se cassent de la même façon; leur partie supérieure demeure adnée à la valve qui se recourbe sur le toit de l'ovaire, se séparant de leur partie inférieure qui reste en place.

Ces différences dans la morphologie de la capsule, jointes à quelques détails floraux (degré de jonction de la corolle, forme des stigmates, nombre d'ovules), ne permettent pas d'assimiler le genre *Berenice* à l'un de ces 3 genres. Il ne fait cependant pas de doute, qu'il en est très proche, notamment du genre *Wahlenbergia* dont il pourrait être issu. De toute façon, la morphologie de ce genre conduit à le placer dans les *Campanulaceæ*, et non dans les *Saxifragaceæ*.

TYPE : *Boivin s. n.*, les hauts de Saint-Denis, forêt de Crève-cœur et bois de Madame Des Bassyns, dans les hauts de Saint-Paul (holo-, P!).

La planche d'herbier vue par TULASNE est constituée de deux récoltes de BOIVIN provenant de ces deux localités. D'après DE CORDEMOY (1895) la plante a disparu de ces localités.

ECOLOGIE. — La floraison a lieu de janvier à février; la fructification de mars à avril. La plante est très hygrophile et sciaphile. Les bords des torrents ombragés dans la forêt hygrophile représentent son habitat de prédilection.

Nos propres observations et celles données par TULASNE et BOIVIN indiquent que *Berenice arguta* n'a pas d'exigence trés stricte vis-à-vis de la température (Saint-Paul, moyenne annuelle : 29°9; Plaine-des-Cafres, 1550 m, moyenne annuelle : 13°7).

La régénération semble se faire correctement. La dispersion des graines semble bonne aussi, puisque nous avons observé des jeunes plants isolés, sans la présence de pieds reproducteurs dans le voisinage. Le biotope de cette espéce étant encore largement répandu dans l'île, *Berenice arguta* ne nous paraît pas menacée d'extinction dans l'immédiat.

RÉPARTITION : Jusqu'à ce jour, *Berenice arguta* est connue dans les stations suivantes (récoltes toutes postérieures à 1970) :

— Région de Basse-Vallée (Saint-Philippe), sous-bois de forêt hygrophile, 800-1000 m.
— Vallée de Takamaka, hauts de Saint-Benoît, sous-bois, berge d'un torrent, 800 m : *Bosser J. 20915* (fl., déc.); *Cadet Th. 3205* (fr., avr.) et *3412* (fl., janv.).
— Cirque de Mafate, haute vallée du Bras Bémale, sous-bois de forêt hygrophile, le long d'un ravin, 1400 m, *Cadet Th. 3425*, herb. du Centre Universitaire de la Réunion.
— Plaine-des-Cafres, lieu dit « Notre-Dame de la Paix », sous-bois de forêt trés hygrophile, sur la berge d'un torrent, 1600 m, *Cadet Th. 3069* (bout., fév.).
— Grand-Tampon, bord d'un ruisseau en forêt, *Friedmann F. 1018* (bout., fév.).

DE CORDEMOY (1895) signale l'espèce dans les forêts, aujourd'hui détruites, du Bois-Court et du Piton Hyacinthe, vers 1400 m (Plaine-des-Cafres), ainsi qu'à la Nouvelle, entre 1800-2000 m (Cirque de Mafate).

PALYNOLOGIE :

La métbode descriptive a déjá fait l'objet d'un article antérieur (HIDEUX, M. & MARCEAU, L., 1972).

Pollen isopolaire á symétrie d'ordre 3, triporé, subéquiaxe ($P/E = 1$), subcirculaire en coupe optique méridienne et équatoriale ($P = E = 32{,}5\ \mu m$).

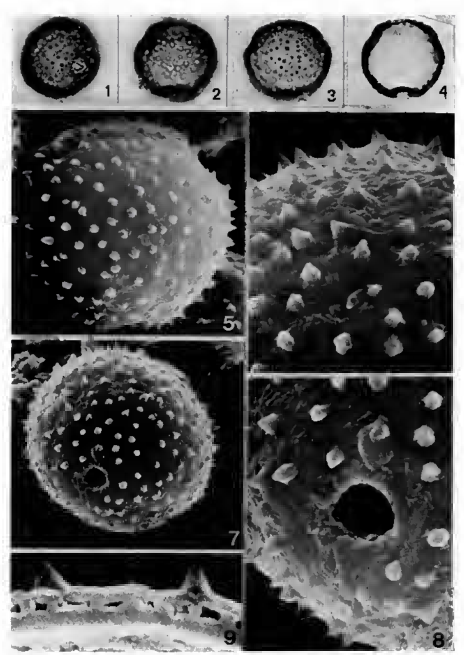
Exine. Structure finement striée-rugulée du tectum (t) avec présence d'une superstructure ($t + 1$) constituée par de grandes épines coniques ($t + 1 \geqslant 2t$), columelles ($t + 1$) massives et cylindriques ($t/t - 1 > 1$), sole-endexine épaisse ($s + en \neq t$).

Apertures. Ectoaperture-pore et endoaperture-pore équatoriaux et confondues avec présence d'un léger épaississement périendoapertural.

Le pollen de *Berenice* (ERDTMAN & METCALFE, 1963) appartient à l'un des deux types définis chez les *Campanulaceæ* par DUNBAR, 1973 : " The pollen in *Campanula* and *Jasione* are spheroidal and provided with 3-4 pores. The surface is covered by spinules, short ridges, or ridge-like elements and grooves ".

Le genre *Heterochænia* (*Campanulaceæ*), genre également endémique des Mascareignes, posséde ce même type pollinique (BADRÉ & coll., 1972).

L'étude des *Saxifragaceæ* ligneuses (HIDEUX, 1973), HIDEUX & FERGUSON, confirment indubitablement l'éloignement du type pollinique de *Berenice* de l'ensemble des genres de la famille. A partir d'une classification palynologique corrélative (DAVIS & HEYWOOD, 1963) portant sur 27 genres de *Saxifragaceæ* ligneuses australes, le genre *Berenice* est isolé et n'entre



Pl. 3. — **Berenice arguta** Tul. (*J. Bosser 20537*, La Réunion, P) M. Ph. × 1 000 : **1**, vue méridienne; **2**, vue polaire superficielle; **3**, niveau inférieur; **4**, coupe optique équatoriale. — M.E.B. ; **5**, grain de pollen entier en vue polaire × 3 500; **6**, détail surface tectale finement striée-rugulée et épines × 7 500; **7**, vue méridienne × 2 700; **8**, détail zone aperturale : pore × 7 500; **9**, coupe de l'exine, noter les épaisseurs relatives : tectum, épines, columelles et sole-endexine × 15 000. — Clichés M.E.B. Laboratoire de Géologie du Muséum National d'Histoire Naturelle.

dans aucun triangle d'ombrage établi par la matrice de similarité. Une analyse factorielle des correspondances portant sur 130 taxons des *Saxifragaceæ* s.l. (HIDEUX & FERGUSON) confirme pleinement cet isolement.

BIBLIOGRAPHIE

BADRÉ, F, CADET, Th. & MALPLANCHE, M. — Étude systématique et palynologique du genre *Heterochaenia* (*Campanulaceæ*) endémique des Mascareignes. Adans. ser. 2, **12** (2) : 267-278, *tab. 5* (1972).

BENTHAM, G. & HOOKER, J. D. — *Escallonieæ*. Genera plantarum **1** : 644-649 (1883).

BERNARDI, L. — La mort de *Berenice*. Musées de Genève, ser. nov. **18** : 12-14 (1961).

CORDEMOY, J. DE. — Flore de la Réunion : 417 (1895).

DAVIS, P. H. & HEYWOOD, V. — Principles of Angiosperm taxonomy. Oliver et Boyd, Edinburgh, 556 p. (1963).

DUNBAR, A. — A short report on the fine structure of some *Campanulaceæ* pollen. Grana **13** (1) : 25-28 (1873).

ENGLER, *in* ENGL. & PRANTL. — *Escallonioideæ*. Pflanzenfam. **3** (2a) : 78-86 (1891).

ENGLER, *in* ENGL. & HARMS. — *Escallonioideæ-Argophylleæ*. Pflanzenfam., ed. 2, 18 a : 217 (1230).

ERDTMAN, G. — Handbook of Palynology. An introduction of the study of pollen grains and spores, *Campanulaceæ* : 98; *Saxifragaceæ* : 111, Munksgaard, Copenhagen (1969).

ERDTMAN, G. & METCALFE, C. R. — Affinities of certain genera *incertæ sedis* suggested by pollen morphology and vegetative anatomy. III. The Campanulaceous affinity of *Berenice arguta* Tulasne. Kew Bull. **17** (2) : 253-256 (1963).

HIDEUX, M. — Apport de la microscopie électronique à balayage à la palynologie structurale des Saxifragacées ligneuses australes. Th. doc. 3e cycle, Univ. Paris VII, texte ronéotypé, 46 p. (1973).

HIDEUX, M. & FERGUSON, I. K. — Stereostructure of the exine and its evolutionnary significance in *Saxifragaceæ s. l.* Proceedings of the Symposium on evolutionary significance of the exine, suppl. to the Bot. Journ. Linn. Soc. (sous presse).

HIDEUX, M. & MARCEAU, L. — Techniques d'étude du pollen au MEB : méthode simple de coupe. Adansonia, ser. 2, **12** (4) : 609-618 (1972).

HUTCHINSON, J. — The Genera of Flowering Plants (*Angiospermæ*) 2 : 27 (1967).

THULIN, M. — The genus *Wahlenbergia s. lat.* (*Campanulaceæ*) in tropical Africa and Madagascar. Act. Univ. Upsal., Symb. Bot. Upsal. **21** : 12, 36 (1975).

TUSLANE, L. R. — Floræ Madagascariensis. *Berenice*, Ann. Sc. Nat., ser. 4, 8 : 156-158 (1857).

F. B. : Laboratoire de Phanérogamie
Muséum - PARIS.
Th. C. : Laboratoire de Biologie végétale
B.P. 5. St-Clotilde - LA RÉUNION.
G. C. : Équipe de recherche en morphologie
végétale - Université Pierre et Marie Curie,
7, quai St-Bernard 75005 PARIS
M. H. : Laboratoire de Palynologie de l'E.P.H.E.
Muséum - PARIS.